

Vom Reptil- zum Säugerschädel¹

Von HANS FRICK und DIETRICH STARCK

Aus dem Dr. Senckenbergischen Anatomischen Institut der Universität Frankfurt am Main

Eingang des Ms. 25. 6. 1963

I.

Das Wissen über die Fossilgeschichte der Hominiden wurde in jüngster Zeit durch neue Funde und die Neubearbeitung älterer Fundstücke in ungewöhnlichem Maße bereichert. Die Ergebnisse dieser paläontologischen Forschungen begegneten verständlicherweise dem Interesse einer breiteren Öffentlichkeit, brachten sie doch wesentliche, neue Gesichtspunkte für die Beurteilung unserer eigenen menschlichen Vorgeschichte. Selbst in der Tagespresse wurde über neue Australopithecinenfunde berichtet oder über die systematische Einordnung von *Oreopithecus* diskutiert. Auf einem anderen Teilgebiet der Wirbeltierpaläontologie blieb dagegen die intensive wissenschaftliche Arbeit von der Öffentlichkeit fast unbemerkt. Jedoch führte die Erforschung der mesozoischen Säugetiere und ihrer Vorfahren in den letzten Jahrzehnten gleichfalls zu höchst bemerkenswerten Ergebnissen, die den neuen Befunden über die Hominidenphylogenie an Bedeutung keineswegs nachstehen, sie in ihrem Aussagewert für das Evolutionsgeschehen gar noch übertreffen. FÜRBRINGER stellte 1904 noch resigniert fest: „Die Frage nach der Abstammung der Säugetiere steht somit zur Zeit von einer einheitlichen Beantwortung noch ferner als je.“ Am Ende des 19. Jahrhunderts hatten sich zahlreiche Forscher der Anschauung von COPE (1884) angeschlossen und leiteten die Säugetiere von den Reptilien ab. Eine nicht minder große Zahl sprach sich für eine nähere Verwandtschaft der Mammalia mit den Amphibien aus. Heute ist dieser Streit eindeutig zugunsten einer Reptilabstammung der Säugetiere entschieden, und die in den letzten Jahrzehnten beschriebenen Fundstücke von Schädeln und Schädelfragmenten säugerähnlicher Reptilien bilden — wenn auch keine echte Stammreihe — so doch modellhafte Repräsentanten von Entwicklungsstufen, die bei der Wandlung vom Reptil- zum Säugerschädel erreicht wurden.

Die Erkenntnis, daß zwischen bestimmten Reptiliengruppen und den Säugetieren engere morphologische Beziehungen bestehen, ist schon recht alt. Bereits in der Mitte des vergangenen Jahrhunderts wies OWEN (1844, 1845) auf gewisse Ähnlichkeiten in der Ausbildung von Schädelmerkmalen und im Zahnbau bei Dicynodontia und Mammalia hin. Die Dicynodontia gehören allerdings nicht in die direkte Vorfahrenreihe der Säugetiere. Sie sind jedoch eine phylogenetisch „erfolgreiche“ Gruppe der säugerähnlichen Reptilien, der Synapsida, die von der Mitte des Perm bis zum Ausgang der Trias in großer Individuenzahl nahezu über die ganze Erde verbreitet war. Wie die Abb. 1 zeigt, werden die Dicynodontia in die Unterordnung Anomodontia eingereiht, die zusammen mit der Unterordnung Theriodontia die Ordnung Therapsida bildet.

¹ Ein Teil der hier zusammengetragenen Ergebnisse wurde am 9. 11. 1961 an einem Rudolf-Hoerber-Abend in Kiel unter dem Titel „Über den Gestaltwandel des Schädels beim Übergang vom Reptil zum Säugetier“ vorgetragen.

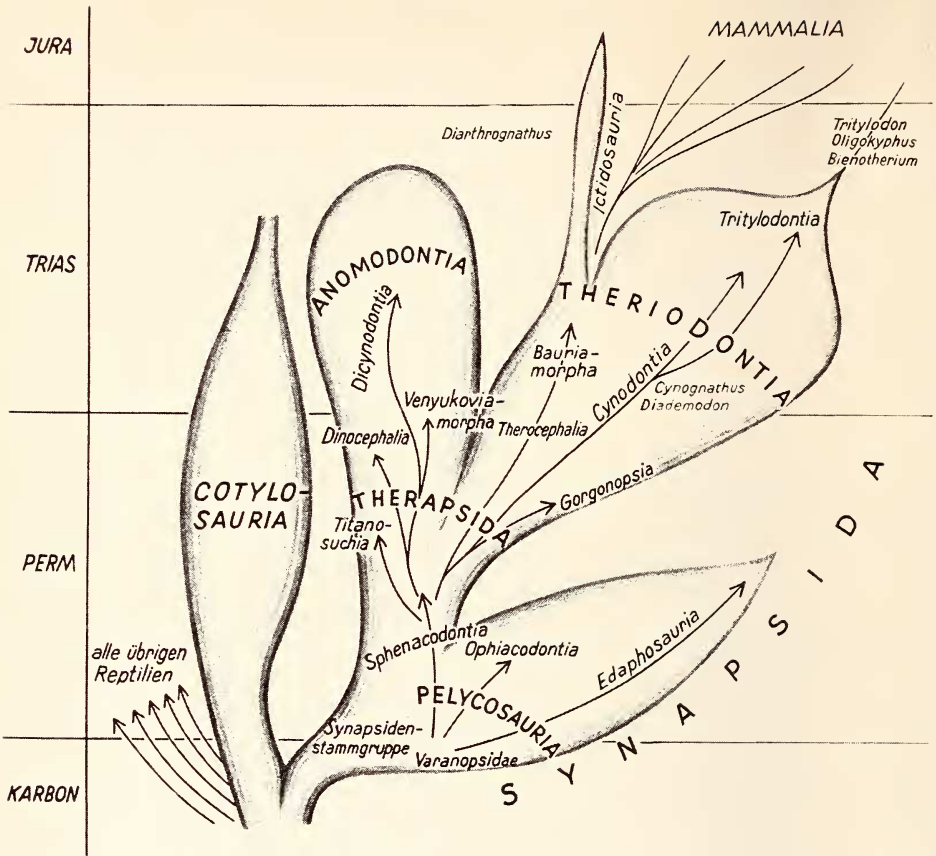


Abb. 1. Stammbaum der säugerähnlichen Reptilien (Synapsida)

Die Therapsida umfassen die evoluierten säugerähnlichen Reptilien, während die primitiven Vertreter dieser Gruppe in der Ordnung Pelycosauria vereinigt sind.

Seit den Untersuchungen von OWEN wurden zahlreiche Formen aus dem Grenzbereich zwischen Reptil und Säugetier beschrieben, so daß wir heute wenigstens eine größere Zahl möglicher Säugerahnen der Reptilien oder ihre Verwandten kennen. Die Wurzel des Säugerstammbaumes darf bei den Theriodontia – vielleicht bei den Bauriomorpha, vielleicht bei den Cynodontia (s. Abb. 1) – vermutet werden (ROMER 1961). Der genaue Verlauf der Abstammungslinie liegt derzeit noch im dunkeln. Die Wandlungen am Schädel bei Vertretern jener Tiergruppen, die in das Reptil-Säugetier-Übergangsfeld eintraten und es mehr oder minder vollständig durchschritten, sind jedoch grundsätzlich bekannt und zum großen Teil durch Fundstücke belegt. Neuerdings haben CROMPTON (1958), KÜHNE (1958) und KERMACK & MUSSET (1958) bei einigen mesozoischen Säugetieren die gleichzeitige Ausbildung eines primären und eines sekundären Kiefergelenkes wahrscheinlich gemacht. Die Ablösung des phyletisch alten Quadrato-Articulargelenkes durch ein „neues“ Squamoso-Dentalgelenk stellt einen entscheidenden Entwicklungsschritt bei der Säugetierwerdung dar, und wir wollen deshalb die damit zusammenhängenden Fragen in den Mittelpunkt unserer Erörterungen stellen.

Ein Vergleich der Schädel eines rezenten Reptils und eines rezenten Säugers, z. B. einer Eidechse und eines Hundes, wird wesentliche Unterschiede erkennen lassen. Das

Ergebnis einer solchen Betrachtung würde jedoch dem gestellten Thema nicht gerecht. Auch wenn uns die unmittelbaren Reptilvorfahren der rezenten Mammalia bekannt wären, würde eine Gegenüberstellung eines „schon Säugers“ und seiner Ahnform, eines „noch Reptils“, nicht befriedigen; denn 1. ist die Grenze, die Reptil und Säugetier trennt, aus später noch zu erörternden Gründen nur konventionell festzulegen und 2. vollzog sich der Gestaltwandel des Schädels bei der Säugetierwerdung in einer langen Entwicklungsreihe, die wir berücksichtigen müssen. Die säugerähnlichen Reptilien, die Synapsida, haben sich zumindest schon von den Stammreptilien, den Cotylosauria, abgegliedert (ROMER 1959). WATSON (1954) möchte sie auf die Labyrinthodontia, die Amphibienvorfahren der Reptilien, zurückführen, und andere Autoren (u. a. JARVIK 1960) glauben sogar, sie unmittelbar von den Crossopterygiern, den Quastenflossern, ableiten zu müssen.

In einem weiten Entwicklungszeitraum von über 100 Millionen Jahren präsentieren sich die Synapsida in einer Vielfalt von Evolutionsstadien, die von primitiven, den Stammreptilien ähnlichen Vertretern, den z. T. herbivoren Pelycosauriern des späten Karbons, bis zu den hochevoluierten, karnivoren, säugerähnlichen Therapsiden der mittleren und ausgehenden Trias reicht. Greifen wir aus dieser Formenfülle einen primitiven Pelycosaurier, *Edaphosaurus*, und einen der Säugerstufe nahestehenden Vertreter der Theriodontia, *Cynognathus*, heraus und machen uns mit einigen Schädelmerkmalen bekannt!

Edaphosaurus (Abb. 2), ein Pflanzenfresser aus dem Perm, besaß einen im Verhältnis zu dem langgestreckten Körper relativ kleinen Kopf. Die größten Vertreter erreichten eine Körperlänge von mehr als 3 Metern. Riesige Dornfortsätze der Wirbel trugen Seitensprosse und bildeten die knöchernen Stützen eines ausgedehnten häutigen Segels, das möglicherweise der Regulation der Körpertemperatur diene. An der großen Segelfläche konnte bei intensiver Durchblutung sowohl Wärme aufgenommen als auch abge-

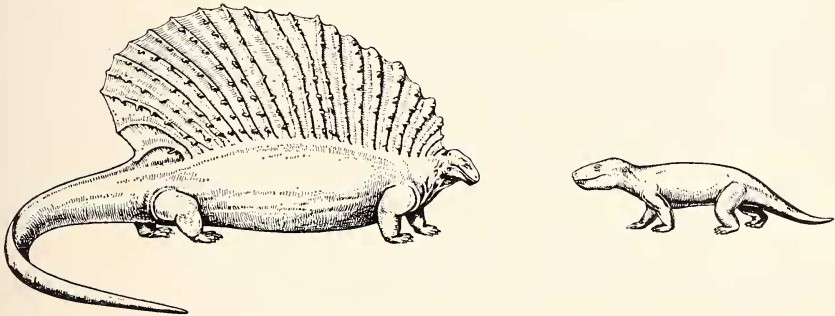


Abb. 2. Rekonstruktionen von *Edaphosaurus* (links) und *Cynognathus* (rechts). Umgezeichnet nach COLBERT und nach ROMER

strahlt werden, während bei gedrosselter Blutzufuhr zum Segel die Wärme im Körper gespeichert wurde. Wir dürfen — sofern diese Deutungen richtig sind — in der Ausbildung dieses Segels einen frühen, unvollkommenen und auf die Dauer nicht erfolgreichen Versuch erblicken, die einfache Poikilothermie zu überwinden und wenigstens eine vorübergehende Warmblütigkeit anzustreben.

Cynognathus (Abb. 2) war ein im Gegensatz zu *Edaphosaurus* maximal wolfsgroßer, räuberischer Fleischfresser aus der unteren Trias, ein sehr aktives, agiles Reptil, das in die Zwischenordnung der Cynodontia eingereiht wird. In Abb. 3 ist in der oberen Reihe (a, b) in der Seiten- und Basalansicht ein Schädel des herbivoren *Edaphosaurus* dargestellt, in der unteren Reihe (c, d) ein Schädel von *Cynognathus* abgebildet.

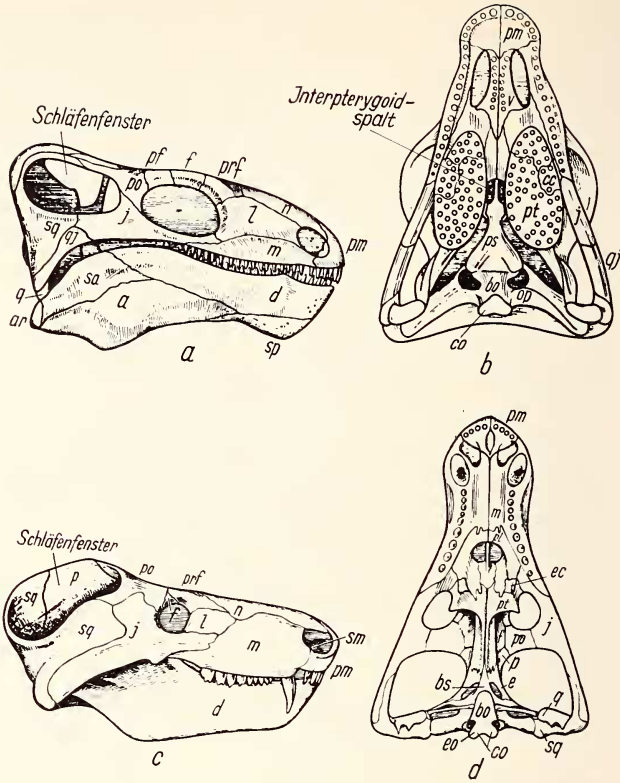


Abb. 3. Schädel von *Edaphosaurus pogonias* Cope (oben) und *Cynognathus platyceps* Seeley (unten) in Lateral- und Basalansicht (nach ROMER, Vertebrate paleontology, Chicago 1945). a: Angulare, ar: Articulare, bo: Basioccipitale, bs: Basisphenoid, co: Condylus occipitalis, d: Dentale, e: Epipterygoid, ec: Ectopterygoid, eo: Exoccipitale, f: Frontale, j: Jugale, l: Lacrimale, m: Maxillare, n: Nasale, op: Opisthoticum, p: Parietale, pf: Postfrontale, pl: Palatinum, pm: Prämaxillare, po: Postorbitale, prf: Präfrontale, ps: Parasphenoid, pt: Pterygoid, q: Quadratum, qj: Quadratojugale, sp: Spleniale, sq: Squamosum, st: Supratemporale, v: Vomer

Ein recht charakteristisches Merkmal der säugerähnlichen Reptilien ist die Ausbildung eines einzigen Schläfenfensters. Es ist bei den Pelycosauriern relativ klein, blickt mehr nach lateral und liegt zwischen Squamosum, Postorbitale und Jugale. Bei den Therapsida ist die Öffnung wesentlich größer, nach oben gerichtet und bei den evoluierten Vertretern dieser Ordnung von Squamosum, Parietale und Postorbitale begrenzt. Der Jochbogen wird vornehmlich von Squamosum und Jugale gebildet, das mit dem Maxillare in Verbindung steht. Bei einigen Formen (Bauriamorpha, s. Abb. 1) ist die postorbitale Knochenwand weitgehend reduziert. Man bezeichnet diese für die säugerähnlichen Reptilien typische Form der Fensterung als synapsiden Typ (daher auch der Name dieser Unterklasse: Synapsida). Er ist in Abb. 4 rechts oben dargestellt. Den anapsiden Zustand (Abb. 4, Mitte), bei dem kein Schläfendurchbruch vorhanden ist, finden wir bei den Stammreptilien und Schildkröten. Die Mehrzahl der lebenden und ausgestorbenen Reptilien ist diapsid (u. a. Archosauria und Rhynchocephalia) oder

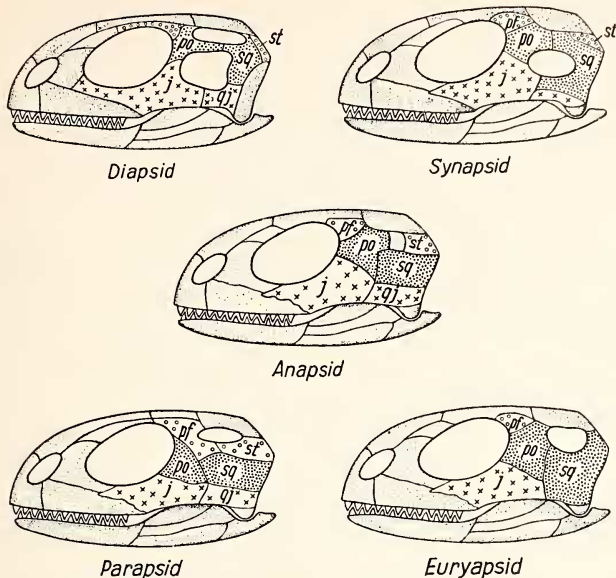


Abb. 4. Typen der Schläfenfenster und der Jochbogenbildung bei Reptilien (Abkürzungen s. Abb. 3)

stammt von diapsiden Vorfahren ab (Schlangen und Eidechsen). Beim diapsiden Typus (Abb. 4 links oben) sind zwei Schläfenfenster vorhanden, die von dem von Squamosum und Postorbitale gebildeten oberen Jochbogen getrennt werden. Der untere Jochbogen wird von Jugale und Quadratojugale aufgebaut. (Der in Abb. 4 links unten abgebildete parapside Typus ist bei den Ichthyosauria, den fischähnlichen Reptilien, ausgebildet. Sie besitzen ein oberes Schläfenfenster, das unten von Postfrontale und Supratemporale umrandet wird. Der rechts unten dargestellte euryapside Typus findet sich bei den Protosauria und Sauropterygia). Die Abb. 5 zeigt uns in einem schematischen Schnittbild die Lage des Schläfenfensters bei den Synapsida (a, b) und läßt erkennen, daß mit der von den Pelycosauria über die Therapsida zu den Mammalia (c) fortschreitenden Reduktion des ursprünglichen Schädeldaches die Kaumuskulatur eine größere Entfaltungsmöglichkeit gewinnt.

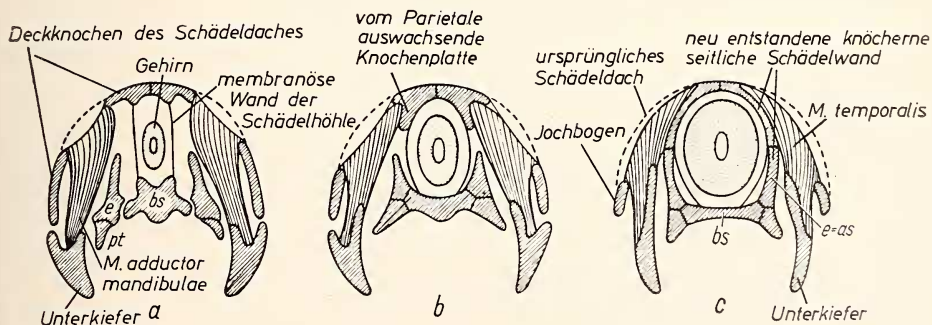


Abb. 5. Schematische Darstellung der stammesgeschichtlichen Entwicklung von Schädeldach und Schädelseitenwand (nach RÖMER). a: Pelycosauria, b: Therapsida, c: Mammalia (Abkürzungen: as: Alisphenoid, sonst wie in Abb. 3)

Weitere Umgestaltungsprozesse, die bei den therapsiden Reptilien erfolgten, seien an Hand eines Vergleichs eines Pelycosaurierschädels und eines Therapsidenschädels (Abb. 3) summarisch aufgeführt:

1. Die Zahl der Schädelknochen ist bei den evoluierten Therapsiden nur geringgradig vermindert. Das Postfrontale ist bei *Cynognathus* nicht mehr vorhanden. Lacrimale und Präfrontale sind relativ klein.
2. Der bei den Pelycosauriern (und den übrigen Reptilien) einfache Condylus occipitalis ist bei *Cynognathus* und anderen evoluierten Therapsida mehr oder minder deutlich zweigeteilt.
3. Die beiden Pterygoide berühren einander in der Medianlinie in ganzer Ausdehnung und stehen mit der schmalen Schädelbasis in Verbindung. Die bei *Edaphosaurus* deutlichen Interpterygoidspalten sind bei *Cynognathus* verschwunden. Die Verbindung des Pterygoids mit dem Quadratum ist bei den fortschrittlichen Therapsiden verlorengegangen. Der paarige Vomer ist zu einer unpaaren Knochenplatte geworden, die den sekundären Gaumen (s. unten) stützt.
4. Das Quadratojugale, bei *Edaphosaurus* noch deutlich ausgeprägt, ist bei *Cynognathus* klein und mit dem gleichfalls reduzierten Quadratum verschmolzen.
5. Das Dentale, das bei den Säugern allein den Unterkiefer bildet, hat sich bei den Cynodontia stark vergrößert und berührt mit einem dorsokaudal gerichteten Muskelfortsatz nahezu das Squamosum. Die übrigen Elemente des primitiven Reptilienunterkiefers sind dagegen in ihrer Größe reduziert, an Zahl jedoch nicht vermindert.
6. Bei den evoluierten Therapsiden ist ein sekundärer Gaumen entstanden, indem von Prämaxillare, Maxillare und Palatinum Knochenplatten in einem mundhöhlenwärts gelegenen Niveau auswuchsen und in der Medianebene aufeinandertrafen. Die Ausbildung eines sekundären Gaumens ist allerdings nicht auf die höheren Therapsiden und die Mammalia beschränkt. Wir finden ihn als Parallelbildung auch bei den Crocodylia.
7. Der Schädel primitiver Pelycosauria war vermutlich (neuro-)kinetisch (VERSLUYS 1936). Dafür spricht die Gestaltung des Munddaches mit der Ausbildung eines Basispterygoidgelenkes. Wir dürfen annehmen, daß ein sogenanntes maxillares Segment, dem auch die Palatopterygoidquadratspange und das Epipterygoid zugehören, gegen den occipitalen Schädelabschnitt (Occipitalia, Otica, Basisphenoid und Parasphenoid) um eine frontale Achse bewegt werden konnte. Die Gliederung in diese beiden „Segmente“ sei am Schädel eines rezenten Reptils, eines Warans, in Abb. 6 illustriert, wo der mit der Wirbelsäule gelenkende Occipitalteil grau, der Maxillarteil hell dargestellt ist. Der Schädel von *Cynognathus* und anderer evoluerter Therapsiden ist akinetisch wie der Säugerschädel.

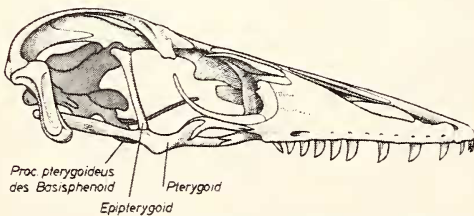


Abb. 6. Kinetische „Segmente“ am Schädel von *Varanus salvator*. Occipitalsegment grau getönt

Mit *Cynognathus* haben wir einen Reptilschädel kennengelernt, der dem Säugetierstatus in zahlreichen Merkmalen recht nahe kommt, obwohl diese Form nicht in der direkten Vorfahrenreihe der Mammalia gestanden haben mag. Nicht säugerähnlich sind u. a. folgende Merkmale: Vorhandensein von Präfrontale und Postorbitale, Ausbildung eines allerdings kleinen Foramen parietale, Artikulation

des noch aus mehreren Knochen aufgebauten Unterkiefers ausschließlich durch das Articulare, Abtrennung des Vomer vom Basisphenoid durch die Pterygoide. Allerdings sind diese Unterschiede, die bereits VERSLUYS (1936) hervorhebt, nicht so bedeutungs-

voll, daß sie die Ableitung des Säugerschädels von dem Cynodontierschädel ausschließen. Die entscheidende Frage für unsere weiteren Überlegungen lautet nunmehr: Durch welche Kriterien erweist sich in diesem Reptil-Säugetier-Übergangsfeld der späten Trias eine Form als Säugetier? Wann darf sie nicht mehr als Reptil angesprochen werden?

Für den Rezentzoologen ist der Begriff „Mammalia“ viel leichter zu umreißen als für den Paläontologen. BOURLIÈRE (1954) bezeichnet z. B. die Säugetiere als warmblütige, behaarte, lungenatmende Wirbeltiere, deren Weibchen ihre Jungen mit Milch ernähren, die in spezialisierten Hautdrüsen erzeugt wird. Lungen und Herz werden durch ein muskulöses Zwerchfell von der Bauchhöhle getrennt, von den beiden Aorten primitiver Wirbeltiere persistiert die linke Körperschlagader. Charakteristische Säugmerkmale sind ferner die Differenzierung der Facialismuskulatur, die Angliederung eines Mundhöhlenvorhofs mit muskulösen Lippen und Wangen, die Abgrenzung von *Mm. serrati post.*, die Kernlosigkeit der Erythrozyten, der Descensus testis und die Evolution des Gehirns (Telencephalisation, speziell Neencephalisation, STARCK 1964). Alle diese Kriterien lassen sich jedoch nicht oder nur bedingt auf fossile Formen anwenden, von denen nur knöcherne Skelettstücke bekannt sind und bei denen Schlüsse auf die Beschaffenheit der Weichteile nur mit größter Vorsicht gezogen werden dürfen. Als säugertypische Schädelmerkmale wären u. a. zu nennen: 1. die Ausbildung eines sekundären Kiefergelenkes, 2. das Auftreten von drei Gehörknöchelchen, 3. der Aufbau des Unterkiefers aus nur einem Knochenelement, 4. die Ausbildung eines heterodonten, diphodonten Gebisses mit mehrwurzeligen Molaren, 5. der Besitz eines sekundären Gaumens, 6. eine gemeinsame knöcherne Umrandung für beide Nasenlöcher, 7. die Einschließung des Innenohrs in einen einzigen Knochen, das Perioticum (*Os petrosum*).

Von entscheidender Bedeutung ist nun, daß dieser Merkmalskatalog nicht „en bloc“ erworben wird. Die Ausbildung einzelner Merkmale kann in der Stammesgeschichte weitgehend unabhängig voneinander erfolgen. Bei der gleichen Form können ursprüngliche und abgeleitete, konservative und fortschrittliche Merkmale miteinander kombiniert sein (Mosaiktypus der Entwicklung, WATSON, 1919, kaleidoskopartige Entwicklung, STARCK, 1964). So besitzt zum Beispiel *Cynognathus* — wie auch andere höhere Therapsiden — einen sekundären Gaumen. Ein sekundäres Kiefergelenk, d. h. eine gelenkige Verbindung von Dentale und Squamosum, ist dagegen noch nicht ausgebildet. Die „Herauslösung“ von Articulare und Quadratum aus der Verbindung Unterkiefer-Neurocranium (Punkt 1 und 2 unserer Aufstellung) kann sowohl zwischen Dentale und Articulare beginnen, als auch im oticalen Quadratgelenk (gelenkige Verbindung des Quadratum mit einem Fortsatz der Ohrkapsel und dem Squamosum) ihren Anfang nehmen. Bei dem Ictidosaurier *Diarthrognathus* ist nach CROMPTON (1958) ein sekundäres Kiefergelenk (als Vorstufe einer späteren, bei den Ictidosauriern nicht erreichten Trennung von Articulare und Dentale) bereits nachweisbar, das Quadrato-Oticalgelenk scheint dagegen unverändert erhalten. Bei *Oligokyphus*, einem von KÜHNE (1956) beschriebenen Theriodontier aus der Familie der Tritylodontidae, ist am Squamosum keine Gelenkfläche für die Artikulation mit dem Quadratum vorhanden, so daß nur eine ligamentöse Verbindung beider Elemente angenommen werden kann. Ein funktionsfähiges sekundäres Kiefergelenk scheint dagegen noch nicht ausgebildet. Bei einigen therapsiden Reptilien, z. B. bei *Diademodon* (aus der Zwischenordnung der Cynodontia), dürfen wir nach BRINK (1956) einen einmaligen Zahnwechsel annehmen. Gleichgestaltete, haplodonte (d. h. kegelförmige) Milchzähne werden durch verschieden geformte, also heterodonte Ersatzzähne abgelöst. Hinzu kamen mehrwurzelige Molaren, die nicht gewechselt wurden. Aus der Ablösung eines homodonten Milchgebisses, das für ein Zerkauen von Nahrung nicht geeignet ist, durch ein heterodontes Dauergebiss schließt BRINK auf eine Änderung der Ernährungsweise im Laufe der Individualentwicklung dieser Therapsiden. Es erscheint danach wohl denkbar, daß die Weibchen evolvierter säugerähnlicher Reptilien bereits spezifische Haut-

drüsen besaßen und mit deren Sekret ihre Jungen säugten. Der Nachweis großer Gefäßkanäle im Oberkiefer läßt für diese Formen eine intensive Blutversorgung der Umgebung der Mundöffnung und damit auch die Ausbildung von Lippen vermuten. Mit dieser Vorstellung in Einklang stehen die Befunde der vergleichenden Embryologie, die STARCK (1959) zu dem Schluß führten, daß wahrscheinlich schon die Reptilienvorfahren der Säugetiere verschiedenartige Plazentartypen und Paraplazentareinrichtungen erworben haben. Schließlich wurde von BRINK im Hinblick auf die Formunterschiede der Brust- und Lendenrippen für die Cynodontier *Thrinaxodon*, *Cynognathus* und *Diademodon* die Möglichkeit diskutiert, daß diese Tiere ein muskularisiertes Zwerchfell besaßen und bereits homoiotherm waren.

Die genannten Beispiele zeigen, daß gemeinhin als säugertypisch angesehene Merkmale bereits bei Formen auftreten, die auf Grund anderer Kriterien noch zu den therapsiden Reptilien gerechnet werden müssen. Das heißt aber nichts anderes, als daß es eine scharfe Grenze zwischen Reptil und Säugetier nicht gibt. Wie bei jeder vertikalen Gliederung systematischer Einheiten bleibt nur die Möglichkeit, die Grenze konventionell festzulegen und den Begriff „Mammalia“ nach einem oder mehreren, möglichst eindeutigen, nicht adaptiven, an fossilem Material erkennbaren Merkmalen zu definieren.

SIMPSON (1959) hat vier Möglichkeiten diskutiert, den Begriff „Säugetiere“ abzugrenzen. Man kann:

1. die Mammalia – ohne Berücksichtigung der Stammesgeschichte – als typologische Einheit auffassen,
2. unter diesen Begriff nur die Eutheria und Metatheria und ihre (zur Zeit noch nicht sicher bekannten) unmittelbaren Vorfahren (Pantotheria? Docodonta?) subsumieren,
3. alle fossilen und rezenten Formen als Säugetiere ansehen, die ein durch Übereinkunft zu bestimmendes, den Säugerstatus charakterisierendes Merkmal aufweisen und
4. die „untere“ Grenze bei den Therapsiden (VAN VALEN, 1960) bei den Sphenacodontia (REED, 1960) oder bei den Pelycosauria ziehen.

Glück welche dieser Alternativen man wählt, man wird nicht umhin können, eine „künstliche“ Grenze zu ziehen. SIMPSON (1959, 1960) hat für die Definition des Begriffs „Mammalia“ die dritte der genannten Möglichkeiten vorgezogen und diese Entscheidung, der wir uns anschließen, überzeugend begründet. Als für die Zuordnung zur Gruppe Säugetiere entscheidendes Merkmal hat er den Besitz eines Squamoso-Dentalgelenkes, d. h. eines sekundären Kiefergelenkes, herausgestellt. Ein sekundäres Kiefergelenk wurde in mehreren Entwicklungslinien der Therapsiden erworben. So definierte Säugetiere sind demnach in der Evolution mehrfach entstanden, sie sind polyphyletisch.

Leider besitzen wir noch keine gesicherten Vorstellungen, in welchen Therapsidengruppen die mesozoischen Säuger wurzeln. Die Ictidosauria und Tritylodontia stehen sicherlich abseits der Stammlinie, und zwischen den Cynodontia und Bauriamorpha und den frühesten Säugern aus Rhaet und Lias klafft eine Fundlücke. In Abb. 7 ist eine der derzeit möglichen Vorstellungen über die Abstammung der Mammalia wiedergegeben. Sie gründet sich auf die neueren Ergebnisse paläontologischer Forschung und berücksichtigt 10 Gruppen mesozoischer Säugetiere. Selbst wenn wir nicht ausschließen, ja, sogar als sehr wahrscheinlich ansehen, daß einzelne Entwicklungslinien sich erst in Jura oder Kreide abzweigten, so bleibt unbestritten, daß mehrere (3–5) Stämme der Therapsiden an der Schwelle von der Trias zum Jura das Säugetierniveau erreicht haben. Zu den jurassischen Formen, die ein sekundäres Kiefergelenk besaßen (in Abb. 7 oberhalb der Grenzlinie I), gehören die Symmetrodonta, Pantotheria, Morganucodonta, Docodonta, Triconodonta, Multituberculata, evoluierte Vertreter der Ictidosauria und möglicherweise auch der Tritylodontia. Die von den verschiedenen Autoren

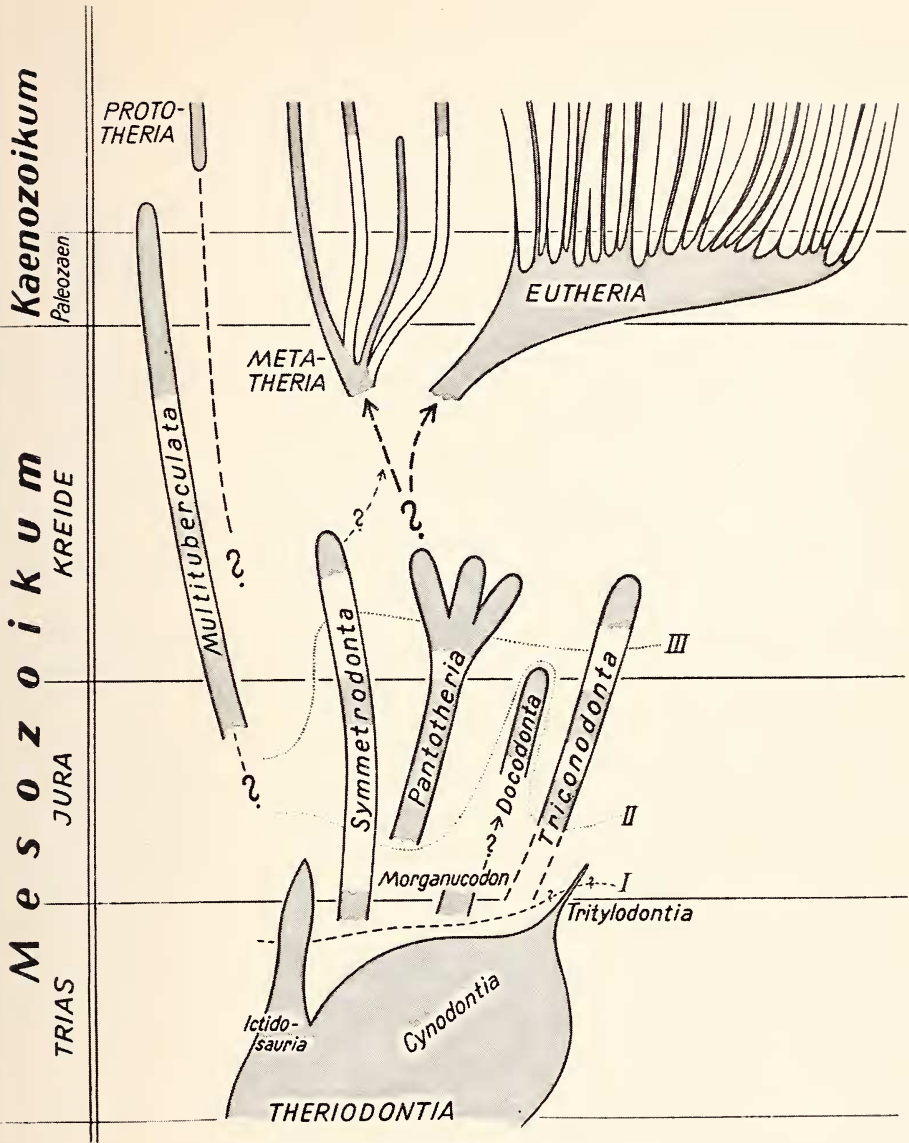


Abb. 7. Stammbaum der mesozoischen Säugtiere

diskutierten Verwandtschaftsbeziehungen dieser frühen Säugergruppen werden größtenteils aus Ähnlichkeiten oder Verschiedenheiten des Höckermusters der Molaren abgeleitet. Es darf als gesichert gelten, daß das Kronenmuster der Molaren aller Theria aus dem tribosphenischen² Backenzahn der Säuger der Kreidezeit entstanden ist und sich dieser aus dem einhöckerigen, haplodonten, kegelförmigen Reptilienzahn her-

² SIMPSON (1936) setzt die Bezeichnung „tribosphenisch“ an die Stelle der von COPE (1883) und OSBORN (1908) gebrauchten, nicht eindeutigen Termini „trituberculär“ (für die oberen Molaren) und „tuberculosektorial“ (für die unteren Molaren). Er bezeichnet als tribosphenisch den Typus der primitiven Ober- und Unterkiefermolaren der Säugtiere der frühen oberen Kreide, dreieckige Zähne, bei denen bei der Okklusion Protoconus und Talonid eine Mahlfunktion ausüben und Trigon und Trigonid eine Alternations- und Scherstellung einnehmen.

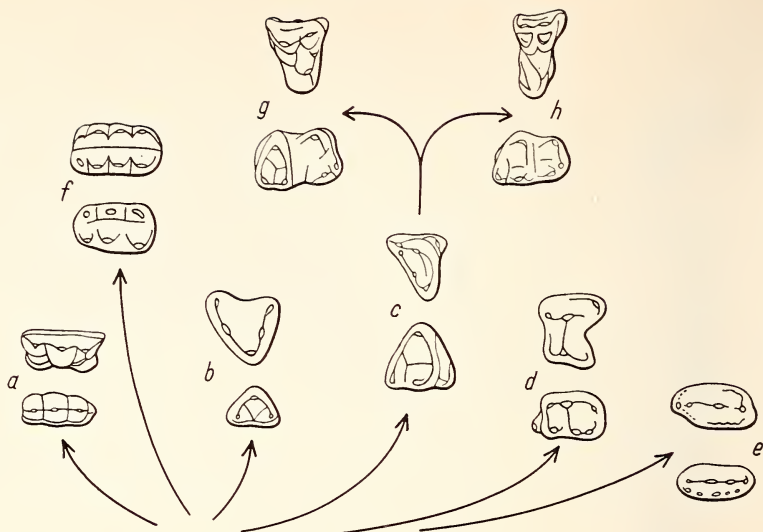


Abb. 8. Höckermuster der Molaren mesozoischer Säugetiere (nach COLBERT und nach SIMPSON). a: Triconodonta, b: Symmetrodonta, c: Pantotheria, d: Docodonta, e: Morganucodontidae, f: Multituberculata, g: Marsupialia, h: Eutheria

ausgebildet hatte. Unglücklicherweise geben die Molaren jurassischer Säuger kaum Auskunft über die Entwicklung zum tribosphenischen Backenzahn, und die Homologie der einzelnen Höcker ist noch keineswegs geklärt. So soll die Abb. 8 uns in erster Linie eine Vorstellung von dem Höckermuster der Molaren jurassischer Säuger vermitteln und nicht so sehr dazu dienen, stammesgeschichtliche Zusammenhänge aufzuzeigen.

Die Symmetrodonta, deren früheste Vertreter im Rhaet (jüngste Epoche der Trias) nachgewiesen wurden, besaßen in Ober- und Unterkiefer symmetrische Molaren mit im Dreieck (Trigon) angeordneten (Haupt-) Höckern (Abb. 8b). Die Ähnlichkeit mit dem Höckermuster der Backenzähne der Pantotheria (Abb. 8c) veranlaßte GREGORY (1934, 1951) und PATTERSON (1956) eine engere Verwandtschaft zwischen Symmetrodonta und Pantotheria anzunehmen. Aus der Kronenform der Pantotheria wurde das Molarenmuster der Marsupialia (Abb. 8g) und der Placentalia (Abb. 8h) abgeleitet, die sich vermutlich in der Kreidezeit differenzierten. Da die Homologien der Molarenhöcker jedoch noch umstritten sind, begegnet SIMPSON (1961) der Einbeziehung der Symmetrodonta in die Theria (PATTERSON) mit einer gewissen Zurückhaltung¹.

Die Molaren von *Morganucodon* (Abb. 8e) ähneln insofern den Backenzähnen der Triconodonta (Abb. 8a), als die drei Haupthöcker in mesiodistaler Richtung hintereinander gereiht sind (Triconodontie). Es ist daher verständlich, daß die Morganucodontia zunächst zu den Triconodonta gerechnet wurden (PARRINGTON 1941, KÜHNE 1949, KERMAK 1955). Gegen diese Zuordnung sprechen jedoch eindeutig Form und Aufbau des Unterkiefers von *Morganucodon*, der weitgehend der Mandibula der Docodonta gleicht. Bei beiden Gruppen besitzt der Unterkiefer einen ausgehenden Proc. coronoideus für die Insertion des Schläfenmuskels und einen kräftigen Gelenkfortsatz für die Artikulation mit dem Squamosum. Auf der Medialseite dieses Fortsatzes verläuft vom Foramen mandibulae aus eine Rinne, die wahrscheinlich den Meckelschen Knorpel aufnahm (Abb. 9). Die Morganucodontia und Docodonta besaßen demnach vermutlich zwei Kiefergelenke gleichzeitig, „noch“ ein Quadrato-Artikulargelenk und „schon“ ein Squamoso-Dentalgelenk. Bei den in der gleichen Periode lebenden Trico-

¹ VANDEBROEK und KÜHNE leiten neuerdings (Vers. dtsh. Ges. Säugetierkde. Frankfurt, 1963) die Theria von den Docodonta ab.

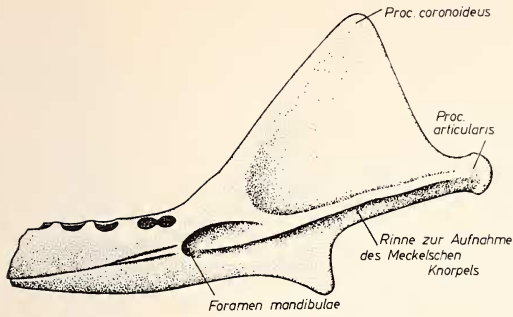


Abb. 9. Rekonstruktion des hinteren Abschnittes des Unterkiefers von *Morganucodon*. Ansicht von medial. (Nach KERMACK und MUSSETT)

Die herbivoren Multituberculata, die während der ganzen Kreidezeit und im Paläozän nachgewiesen werden konnten, stehen ziemlich isoliert. Es erscheint durchaus denkbar, daß auch sie als eigenständige Linie aus den Therapsiden hervorgingen und das sekundäre Kiefergelenk unabhängig von den übrigen mesozoischen Säugern erwarben. Die Molarenhöcker sind in zwei (bei den Oberkiefermolaren auch in drei) Reihen angeordnet (Abb. 8 f). Der letzte Prämolare ähnelt einem feinzahnigen Sägeblatt. Schädel und Zähne der Multituberculata zeigen ähnliche Anpassungen, wie sie für die mit ihnen sicherlich nicht verwandten Nagetiere charakteristisch sind.

II.

Das sekundäre Kiefergelenk ist, wie wir im ersten Teil unserer Ausführungen dargelegt haben, definitionsgemäß als kennzeichnendes Merkmal der Säugetiere anzusehen. Wie vollzog sich nun die Ablösung des primären Kiefergelenkes durch das sekundäre in der Phylogenese? Der Ablauf dieses Geschehens war verständlicherweise schwer vorstellbar, zumal das Fossilmaterial zunächst keine „Zwischenstufen“ lieferte, und so wurde ein derartiger Prozeß verschiedentlich überhaupt angezweifelt. Die neueren Befunde an *Morganucodon* und *Docodon* lassen jedoch – wie bereits erwähnt – für beide Formen die gleichzeitige Ausbildung eines primären und eines sekundären Kiefergelenkes vermuten. Die Persistenz des Quadrato-Articulargelenkes wird aus der Ausbildung einer rinnenförmigen Vertiefung erschlossen, die an der Medialseite des Den-

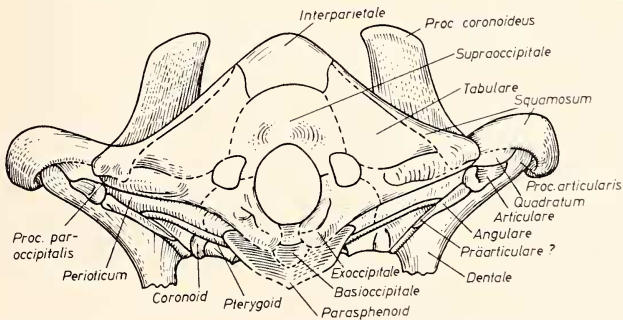


Abb. 10. Rekonstruktion des Schädels von *Diarthrognathus broomi* in der Ansicht von occipital. Umgezeichnet nach CROMPTON (Abkürzungen s. Abb. 3)

nodonta und Pantotheria waren dagegen Quadratum und Articulare nicht mehr an der Befestigung des Unterkiefers beteiligt. (Diese Gruppen liegen oberhalb der Grenzlinie II in Abb. 7, die diese Evolutionsstufe markiert.) – Im Gegensatz zu der Übereinstimmung hinsichtlich der Form des Unterkiefers sind die Molaren von *Morganucodon* und *Docodon* (Abb. 8 d) doch recht verschieden gestaltet. Die vielfältigen Versuche einer Homologisierung der Zahnhöcker (s. SIMPSON 1961) führten bislang zu keinem befriedigenden Ergebnis.

tale vom Foramen mandibulae zum Gelenkfortsatz zieht (Abb. 9). Diese Grube kann einen Meckelschen Knorpel beherbergt haben.

Ein überzeugenderes Beispiel für die gleichzeitige Ausbildung zweier Kiefergelenke konnte CROMPTON (1958) mit *Diarthrognathus*, einem Ictidosaurier aus der oberen Trias Südafrikas, vorlegen. Dieses von BROOM (1930, 1932) als Ictidosaurian B erstmals kurz beschriebene, etwa 3,5 cm lange Schädelfragment besitzt ein Squamoso-Dentalgelenk und ein noch in seiner ursprünglichen Lage gebliebenes Quadrato-Articulargelenk. In der Occipitalansicht (Abb. 10) sehen wir lateral die gelenkige Verbindung zwischen dem Squamosum und dem Gelenkfortsatz des Dentale. Medial davon liegt das Articulare, das in eine Rinne an der Medialfläche des Dentale eingebettet ist und mit dem Quadratum in gelenkigem Kontakt stand. Die Grenze zwischen Quadratum und Squamosum ist allerdings an dem Fundstück nicht sicher zu bestimmen (Abb. 10, gestrichelte Linie?). Die dem Articulare zugewandte Gelenkfläche des Quadratum ist wie bei den Säugern konkav, während sie bei allen bekannten Therapsiden, auch bei den Tritylodontiern *Oligokyphus* und *Bienotherium*, plan oder konvex gestaltet ist. Die mediorostrale Fläche des Quadratum scheint nach CROMPTON mit der Seitenfläche des Proc. paroccipitalis und mit dem Ramus quadratus des Epipterygoids in Verbindung zu stehen (Abb. 11). Der paarige Condylus occipitalis wird jederseits vom Exoccipitale gebildet. An das Squamosum schließt sich rostralwärts das Jugale an. Die Gelenkfläche des Squamosum (für das Dentale) setzt sich kontinuierlich in die Facies articularis des Quadratum (für das Articulare) fort (Abb. 11, linke Schädelhälfte). Dem Angulare, das sich rostralwärts an das Articulare anschließt und es mit seinem hinteren Ende geringgradig von ventral bedeckt, liegt am mediodorsalen Umfang ein kleiner Knochenspan an, den CROMPTON als ein mutmaßliches Supraangulare oder ein Präarticulare beschreibt und in den Abbildungen als Supraangulare bezeichnet. Soweit die etwas groben Skizzen und die kurzen Textangaben überhaupt ein Urteil zulassen, halten wir diesen Knochensplitter für ein Präarticulare (Goniale). Ein Supraangulare wäre u. E. nicht medial, sondern lateral vom Angulare zu erwarten. Das

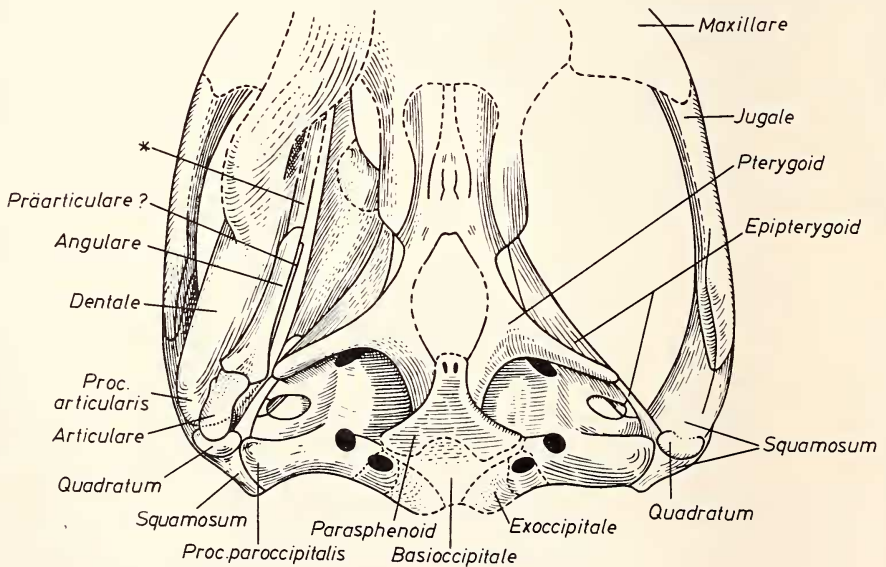


Abb. 11. Rekonstruktion des hinteren Schädelabschnittes von *Diarthrognathus broomi* in der Ansicht von basal. Umgezeichnet nach CROMPTON. Auf der linken Schädelseite ist der Unterkiefer entfernt. (Abkürzungen s. Abb. 3.) * ossifizierter Meckelscher Knorpel?, Spleniale?

rostral an das Angulare angrenzende Knochenstückchen (Abb. 11, *) ist sicher kein Präarticulare, als das es CROMPTON beschriftet. Im Text diskutiert er es auch als Spleniale, doch könnte es wohl auch als ossifizierter Meckelscher Knorpel gedeutet werden.

Die Feststellung, daß bei den Säugern das primäre Kiefergelenk (Quadrato-Articulargelenk) durch eine sekundäre Gelenkverbindung des Unterkiefers, ein Squamoso-Dentalgelenk, ersetzt ist und Quadratum und Articulare als Amboß und Hammer die Knochenkette des Mittelohres bilden helfen, wurde bereits 1837 von REICHERT getroffen. Er hatte die vorliegenden Einzelbeobachtungen anderer Autoren, die sich mit der Embryologie und vergleichenden Anatomie der Mittelohrregion der Säuger befaßten, zusammengestellt und die Homologie zwischen dem Kiefergelenk niederer Vertebraten und dem Hammer-Amboßgelenk der Mammalier eindeutig präzisiert. GAUPP hat schließlich in zahlreichen Arbeiten (zusammenfassende Darstellung 1912) das von REICHERT errichtete Gedankengebäude auf eine breite Grundlage gestellt und entscheidend ausgebaut, so daß wir heute von einer REICHERT-GAUPPSchen Theorie sprechen. Sie besagt, auf eine kurze Formel gebracht, folgendes: Bei den Reptilien besteht der Unterkiefer im typischen Fall aus 6 Deckknochen und einem Ersatzknochen. Wir sehen bei *Dimetrodon* (Abb. 12 a), der zur Ordnung der Pelycosauria gehört, diese 6 deckknöchernen Elemente: Dentale, Spleniale, Coronoid, Angulare, Supraangulare und Präarticulare, und als Ersatzknochen das Articulare, das mit dem Quadratum das primäre Kiefergelenk bildet. Bei den primitiven Therapsiden (Abb. 12 b) sind die genannten Deckknochen an Zahl erhalten, in ihrer Größe jedoch – mit Ausnahme des Dentale – reduziert. Bei den evoluierten therapsiden Reptilien (Abb. 12 c) übertrifft das Dentale alle anderen Deckknochen des Unterkiefers an Ausdehnung und entsendet nach dorsal einen Muskelfortsatz, Proc. coronoideus. Bei den Säugetieren (Abb. 12 d) hat das Dentale einen Gelenkfortsatz ausgebildet, der mit dem Squamosum artikuliert. Das Squamoso-Dentalgelenk entsteht in der Ontogenese der rezenten Säuger als Anlagerungsgelenk, rostral vom primären Kiefergelenk. Von einer bestimmten Evolutionsstufe ab (oberhalb der Grenzlinie III in Abb. 7) hat das Articulare bei den Mammalia seine Verbindung mit dem Unterkiefer aufgegeben und bildet als Hammer, Malleus, das erste Glied in der Reihe der Gehörknöchelchen. Das Quadratum hat sich

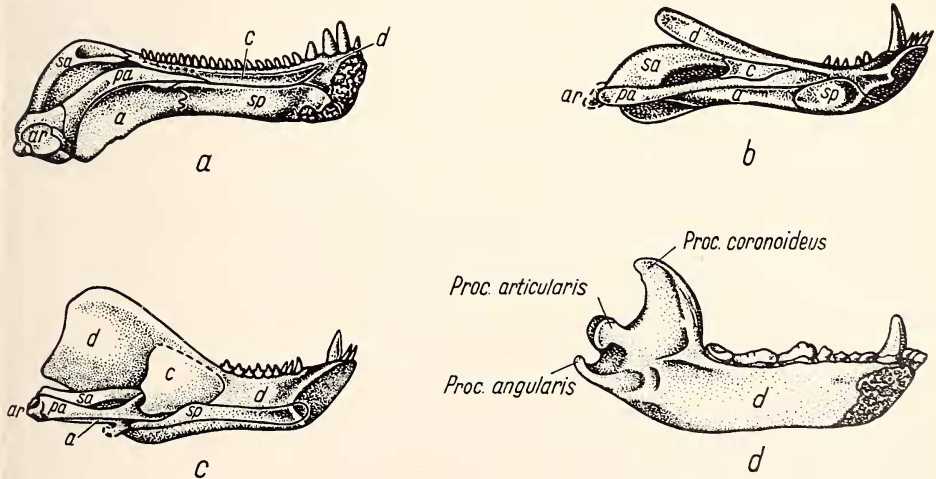


Abb. 12. Medialansicht des linken Unterkiefers von a: *Dimetrodon*, Pelycosauria, b: *Cynarioides*, Gorgonopsia, c: *Cynognathus*, Cynodontia, d: *Selenarctos thibetanus* (a—c nach ROMER, Vertebrate paleontology, Chicago 1945). a: Angulare, ar: Articulare, c: Coronoid, d: Dentale, pa: Präarticulare, sa: Supraangulare, sp: Spleniale

zum Amboß, Incus, umgeformt und steht mit dem Steigbügel, Stapes, in gelenkiger Verbindung. Der Stapes ist aus Material des 2. Kiemenbogens (Hyomandibulare) hervorgegangen. Von den Deckknochen des Reptilienunterkiefers finden wir bei den Säugern das Präarticulare (Goniale) als kleinen vorderen Fortsatz des Hammers, Proc. anterior mallei, wieder. Das Angulare hat sich zu dem halbringförmigen Tympanicum entwickelt und bildet einen Teil der knöchernen Wand der Paukenhöhle. Drei Deckknochen des Unterkiefers der Reptilien: Spleniale, Coronoid und Supraangulare, sind bei den Säugertieren nicht mehr vorhanden.

Von dem Umbau des Kiefergelenkes wurde verständlicherweise auch die Kopfmuskulatur betroffen. Hier sei nur erwähnt, daß der *M. digastricus* bei den Säugern als Neubildung entstanden ist. Er besteht (Abb. 13 a) aus einem hinteren Bauch, der aus der Muskulatur des Hyoidbogens stammt und vom N. facialis innerviert wird, und aus einem vorderen Bauch, der sich von der Muskulatur des Kieferbogens abgegliedert hat und vom N. trigeminus versorgt wird. Der *M. digastricus* hilft bei der Öffnung des Kiefers mit. Der Kieferöffner der Reptilien, der *M. depressor mandibulae*, den wir hier bei einem Waran abgebildet sehen (Abb. 13 b), ist bei den Säugertieren verlorengegangen. Der Nachweis eines ihm homologen, vom N. facialis innervierten *M. mallei externus* bei Säugertieren (VOIT 1923) ist ebenso einer der vielen indirekten Beweise für die Richtigkeit der REICHERT-GAUPPSchen Theorie wie das Verhalten der Chorda tympani, die bei Reptilien und Säugern die gleichen Beziehungen zu den einander homologen Skelettelementen aufweist.

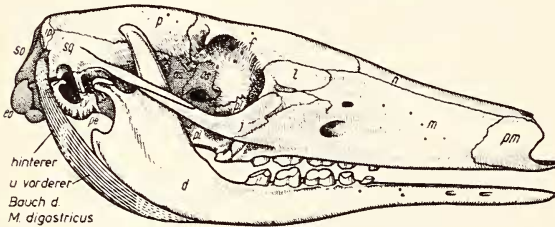


Abb. 13. a. Schädel und *M. digastricus* von *Orycteropus aethiopicus*. Ersatzknochen dunkel getönt. as: Alisphenoid, ip: Interparietale, os: Orbitosphenoid, pe: Perioticum, so: Supraoccipitale, ty: Tympanicum, sonst wie in Abb. 3

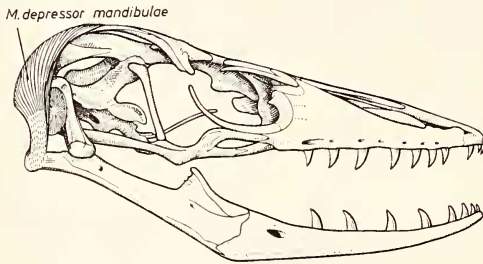


Abb. 13. b. Schädel und *M. depressor mandibulae* von *Varanus salvator*

Die REICHERT-GAUPPSche Theorie bedeutete einen entscheidenden Fortschritt für das Verständnis der Organisation des Säugerschädels. Die anfängliche Kritik und die mancherlei Zweifel sind angesichts der Vielfalt der Befunde heute weitgehend verstummt, die Homologien sind gesichert. Aus der ursprünglichen Theorie ist gut fundiertes Wissen geworden. In der Ontogenese eines jeden Säugertiers läßt sich die Abtrennung des kaudalen Abschnittes des Meckelschen Knorpels (d. h. der knorpeligen Anlage des Articulare) und seine Umwandlung in den Hammer beobachten. Auch beim menschlichen Embryo (Abb. 14) bestehen völlig übereinstimmende Lagebeziehungen der Elemente beider Kiefergelenke, wie wir sie bei *Diarthrognathus* kennenlernten. Das Dentale steht durch ein Anlagerungsgelenk mit dem Squamosum in Verbindung. Medial davon liegt ihm der Meckelsche Knorpel an, dessen hinteres Ende dem Articulare entspricht. Es gliedert sich im Laufe der Ontogenese ab und wird zum Hammer. Das Quadratum steht als Amboß einerseits mit dem Hammer, andererseits mit dem Stapes in gelenkiger Verbindung. Das ursprüngliche primäre Kiefergelenk ist zum

Hammer-Amboßgelenk geworden. Aus dem Angulare der Reptilien ist das Tympanicum der Säuger hervorgegangen, das wir hinter dem Dentale als halbringförmigen Knochen sehen.

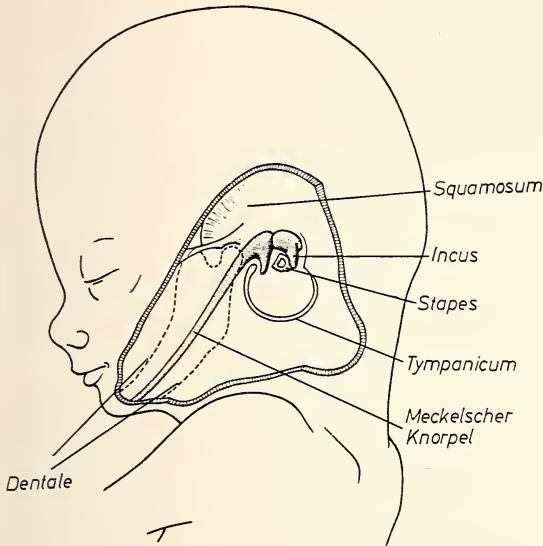


Abb. 14. Primäres und sekundäres Kiefergelenk bei einem menschlichen Embryo von 62 mm Sch. St. lg.

wurden, läßt sich aus dem Fossilmaterial allerdings nur bis zu einem gewissen Grad erschließen. GUYÉNOT hat 1954 als Einwand gegen die REICHERT-GAUPPSche Theorie hervorgehoben, daß der Erwerb des neuen Kiefergelenkes und die Ausbildung der Gehörknöchelchenkette sehr plötzlich vor sich gegangen sein müßte; denn die Tiere hätten nicht für Hunderte von Generationen auf den Gebrauch der Kiefer verzichten und in dieser Zeit auch nicht ohne Gehör leben können. Der Umbau sowohl des Kiefergelenkes als auch des schalleitenden Apparates in einer so kurzen Zeitspanne würde jedoch den Organismus zu einer so eingreifenden Umorganisation zwingen, daß diese selbst beim Embryo undenkbar erscheine. Dieses Argument ist u. E. jedoch ebensowenig stichhaltig wie der Einwand, daß bei rezenten Säugern das Squamoso-Dentalgelenk und das Hammer-Amboßgelenk hintereinander liegen, eine gleichzeitige Funktion beider Kiefergelenke, des neuen und des alten, jedoch nur möglich sei, wenn sie nebeneinander lägen.

Analoge Beispiele für eine bewegliche Gliederung des Unterkiefers in einen vorderen Abschnitt, dem als wesentliches Element das Dentale angehört, und in ein hinteres Teilstück mit dem Articulare finden wir bei einer ausgestorbenen Gruppe mariner Reptilien aus der oberen Kreide, den Mosasauriern, unter den Vögeln beim Ziegenmelker (*Caprimulgus*) und unter den Fischen bei den Scariden, den Papageifischen. Wir bezeichnen den Aufbau des Unterkiefers aus gegeneinander beweglichen Teilen bei gleichzeitiger Beweglichkeit des Maxillare nach LUBOSCH (1916) als Streptognathie. Ein Beispiel für einen streptognathen Schädel bietet uns *Tylosaurus*, ein über 7 m langer mariner Verwandter unserer heutigen Warane, mit einem vorderen und einem hinteren, gegeneinander beweglichen Unterkiefersegment (Abb. 15). Wenngleich wir den streptognathen Unterkiefer der genannten Formen keinesfalls als Modell für die Ent-

Sicherlich können die Befunde der Embryologie und der vergleichenden Anatomie nur als Indizien für die Richtigkeit der REICHERT-GAUPPSchen Theorie gewertet werden. Allein die Paläontologie vermag uns beweiskräftige Dokumente über den Ablauf der stammesgeschichtlichen Umwandlung des Kiefergelenkes und die Umgestaltung der Mittelohrregion zu erbringen. Sie werden uns in den neuen, bei *Diarthrognathus*, *Morganucodon* und *Docodon* erhobenen Befunden vorgelegt, die einen außerordentlich wertvollen Beitrag zur Klärung der morphologischen Aspekte der mit der Evolution des Kiefergelenkes und des schalleitenden Apparates einhergehenden Umkonstruktionen und ihres zeitlichen Ablaufs liefern. Wie dabei die funktionellen Probleme gelöst

stehung des sekundären Kiefergelenkes der Mammalia ansehen, so bietet er uns doch ein aufschlußreiches Beispiel für die Funktionsmöglichkeiten eines in sich gegliederten Unterkiefers. Unter dem ausdrücklichen Hinweis, daß es sich hierbei lediglich um einen Analogiefall zu dem „doppelten“ (primären und sekundären) Kiefergelenk von *Diarthrognathus*, *Morganucodon* und *Docodon* handelt, scheinen uns die Feststellungen von LUBOSCH bemerkenswert, daß bei Scariden das Dentale am Prämaxillare bzw. Prämaxillare und Maxillare bindegewebig fixiert ist (1923) und bei *Caprimulgus* die Gelenkführung und Muskel-

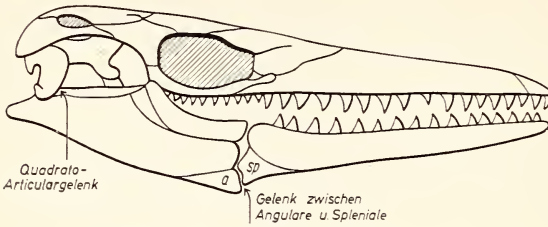


Abb. 15. Schädel von *Tylosaurus* mit streptognathem Unterkiefer (nach COLBERT)

wirkung „dem vorderen Teil des Unterkiefers die Möglichkeit einer Sonderbewegung“ verleihen, „aber trotzdem die Funktion des Unterkiefers als einer völligen Einheit“ gewährleisten (1929).

Für das Squamoso-Dentalgelenk hat GAUPP (1912) mit Nachdruck darauf hingewiesen, daß es als Anlagerungsgelenk entstanden ist und daß die stammesgeschichtlich ersten „Ausführungen“ des sekundären Kiefergelenkes in ganz besonders hohem Maße „muskelbeherrscht“ waren und keine sichere Führung durch Gelenkflächen besaßen. Er hat auch mehrere Möglichkeiten diskutiert, wie man sich die Entstehung eines sekundären Kiefergelenkes vorstellen kann, ohne daß eine Funktionsunterbrechung eintreten muß. Bei *Diarthrognathus* liegen Squamoso-Dentalgelenk und Quadrato-Articulargelenk nahezu auf gleicher Höhe, das sekundäre Kiefergelenk nur wenig weiter rostral als das primäre. CROMPTON hat in einer mündlichen Diskussion in Frankfurt entschieden die Ansicht vertreten, daß ein doppeltes Kiefergelenk nur funktionieren kann, wenn die Bewegung im primären und sekundären Kiefergelenk um die gleiche Achse erfolgt. Selbst wenn man unterstellt, daß Dentale und Articulare miteinander unbeweglich verbunden waren und sich nur gemeinsam um ein- und dieselbe Achse bewegen konnten, so ist es u. E. dazu nicht nötig, daß die Gelenkflächen der beiden Elemente nebeneinander auf gleicher Höhe liegen, wie CROMPTON dies forderte. Auch beim Menschen ist das Kieferköpfchen nicht rein frontal eingestellt. Der nach vorn offene Winkel, den die Achsen der beiden Kieferköpfchen miteinander bilden, schwankt nach einer Zusammenstellung von VON TÖRÖK (1899) zwischen 178° und 110° (untersucht wurden über 900 menschliche Unterkiefer). Bei einer Winkelstellung von 110° liegt der laterale Abschnitt der Gelenkfläche erheblich vor dem medialen Teilstück, und dennoch ist eine Kieferöffnung um eine frontale Achse möglich. Auch bei Mausvögeln (*Colius*) und beim Scherenschnabel (*Rhynchops*), bei denen STARCK (1960) und BOCK (1960) ein Basi-Articulargelenk als interessante Parallelbildung zu dem sekundären Kiefergelenk der Säuger beschrieben haben, liegen die Gelenkfacetten des Quadrato-Articulargelenkes und des Basi-Articulargelenkes nicht in der gleichen frontalen Ebene. Der Gelenkfortsatz der Basitemporalplatte, der mit dem Processus mandibularis internus artikuliert, liegt medial und occipital von der recht kompliziert gestalteten Gelenkfläche des Quadratum, die mit dem Articulare in gelenkigem Kontakt steht. Für die Beurteilung der feineren Funktion der Kiefergelenke fossiler Säuger kommt noch hinzu, daß wir hier über Anordnung und Ausdehnung der Gelenkknorpel ebenso wenig wissen wie über die Bandstrukturen und das Zusammenspiel der einzelnen Teile der Kaumuskulatur. Rückschlüsse auf die Arbeitsweise der Kiefergelenke in der Umkonstruktionsphase dürfen daher nur mit großer Vorsicht gezogen werden.

Die Ausbildung einer zweiten Gruppe von Merkmalen, die dem Säugerschädel ein

typisches Gepräge geben und der wir uns nun zuwenden wollen, ist eng mit der Entfaltung und Höherentwicklung des Gehirns korreliert. Diese Merkmale ergeben sich als Folge der Größenzunahme des Hirnschädels und der damit verbundenen Umkonstruktionen der Schädelseitenwand. Bereits bei den Therapsiden Reptilien beobachten wir eine gewisse Vergrößerung des Hirnschädelraumes. Durch die Ausdehnung des Cavum cranii nach der Seite und nach vorn wird die Kontaktaufnahme zwischen Squamosum und Dentale, die zur Ausbildung des sekundären Kiefergelenkes führt, begünstigt. Mit der Ausgestaltung des Riechorgans bei primitiven Säugern wird auch die Nasenkapsel breiter und vor allem nach kaudalwärts ausgedehnt. Hirnkapsel und Nasenkapsel nähern sich einander. Die Orbita der primitiven Säuger ist relativ klein und nach lateral abgedrängt. Der Schädel der Reptilien ist tropibasisch (kielbasisch), d. h. zwischen den beiden Orbitae liegt nur eine schmale, z. T. membranöse Wand, ein Septum interorbitale. Durch die Verlagerung der hinteren Nasenkuppel nach kaudal kommt das selbst noch bei den Therapsiden deutliche Interorbitalseptum bei den Säugern zwischen die beiden Hälften der Nasenkapsel zu liegen und wird zum Septum nasi. Das Gehirn reicht zwischen den beiden Orbitae an die Nasenkapsel heran, der knöcherne Säugerschädel erscheint, obwohl er aus dem tropibasischen Schädel der Reptilien hervorgegangen ist, im allgemeinen platybasisch (plattbasisch). Erst bei den Primaten — und zwar entgegen der Ansicht von HENKEL (1928) schon bei *Tupaia* —, tritt wieder ein deutliches Interorbitalseptum auf, da hier durch die Verkleinerung der Nasenkapsel, die Reduktion des Riechhirns und die Ausbildung oft außerordentlich großer, nach vorn gerichteter Augen die entsprechenden Voraussetzungen gegeben sind. Die Ohrkapsel der Säuger ist relativ klein und ventrolateral in die Schädelbasis eingefügt. Die von verschiedenen Zentren ausgehenden Ossifikationen vereinigen sich zu einem einheitlichen Perioticum (Os petrosum). Die Zahl der Deckknochen des Schädels ist im Vergleich zu den Pelycosauria und den primitiven Therapsida bei den Säugern reduziert. Deckknochen des Schädeldaches und Ersatzknochen der Schädelbasis bilden gemeinsam die knöcherne Wandung der Hirnschädelhöhle, wie uns die Seitenansicht des Schädels eines Erdferkels (Abb. 13a) erkennen läßt. Bei den Reptilien war die Seitenwand des Schädelcavums ursprünglich großenteils membranös (Abb. 5a). Beim Säuger (Abb. 5c) wird diese ursprüngliche Schädelseitenwand durch die Dura mater repräsentiert. Intrakranial, aber extradural gelegene Hirnnervenabschnitte und Ganglien (z. B. die 1. Verlaufsstrecke des N. abducens, das Ganglion semilunare des N. trigeminus, der Verlauf des N. ethmoidalis ant. auf der Lamina cribrosa) sind erst sekundär in die Schädelhöhle aufgenommen worden. Die Neubildung einer geschlossenen seitlichen Schädelwand wird bereits bei den Therapsida eingeleitet (Abb. 5b). Von den Parietalia und Frontalia wachsen als Neubildung Knochenplatten an der Unterseite des Schläfenmuskels abwärts und bedecken Ober- und Seitenfläche des Gehirns. Die verbleibende Lücke in der Schädelseitenwand wird durch das Alisphenoid geschlossen, das aus dem Epipterygoid der Reptilien hervorgegangen ist. Es verbindet als Ossifikation des Palatoquadratum bei den Reptilien das Pterygoid mit dem Neurokranium, wie wir in Abb. 6 an dem Waranschädel erkennen können. Durch die feste Verbindung von Gaumen und Hirnschädel wird das Epipterygoid frei. Es persistiert bei primitiven Therapsida als kleine Knochenplatte, vergrößert sich bei den evoluierten säugerähnlichen Reptilien und bildet bei den Säugern einen Teil der seitlichen Schädelwand zwischen Orbitosphenoid und Squamosum (Abb. 13a, 17). (Das Pleurosphenoid der Crocodilia und einiger anderer Reptiliengruppen ist dem Alisphenoid [= Ala major ossis sphenoidi der Humananatomien] nicht homolog. Es liegt im Niveau der primären Schädelwand. Das Epipterygoid und das ihm homologe Alisphenoid liegen dagegen stets außerhalb davon.) Wie uns ein schematisiertes Schnittbild durch einen embryonalen Reptilienschädel (Abb. 16a) zeigt, liegt zwischen der primären Seitenwand des Hirnschädels und dem Epipterygoid ein nach oben, vorn und hinten offener Raum,

der von GAUPP (1905) als Cavum epiptericum bezeichnet wurde. Das Cavum beherbergt u. a. das Ganglion semilunare und den Anfangsteil der Triginusäste, sowie die V. capitis lateralis. Beim Säugerembryo (Abb. 16b) liegen diese Gebilde intra-

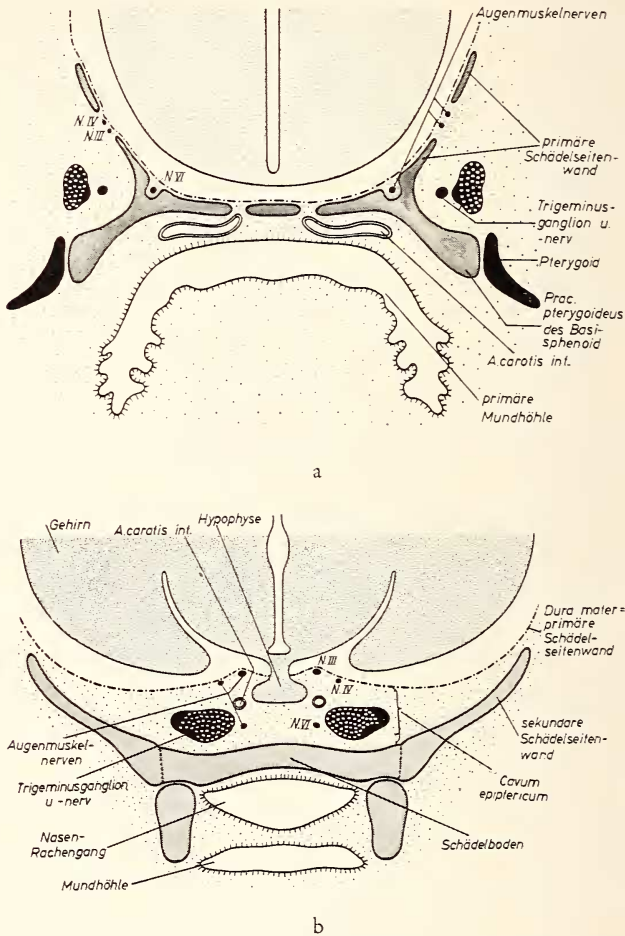


Abb. 16. Schematische Darstellung der Einbeziehung des Cavum epiptericum in die Schädelhöhle. a. Reptilembryo, b. Säugerembryo

kranial, aber extradural. Das Cavum epiptericum ist in den Schädelraum aufgenommen, die ursprüngliche Schädelseitenwand wird durch die Dura mater repräsentiert. Das Alisphenoid bildet die seitliche Wand der Schädelhöhle (Abb. 17). Diese Entwicklungsstufe wurde bereits bei evoluierten Therapsiden, z. B. bei *Diademodon*, erreicht, wo das Pleurosphenoid völlig rückgebildet ist und das Epipterygoid die gleichen Lagebeziehungen aufweist wie das Alisphenoid der Säuger. Spuren der stammesgeschichtlich alten Schädelwand sind als Restknorpel (Orbitoclinoid- und Interclinoidspangen, Restknorpel auf der Dorsalseite der Ohrkapsel, usw.) am Embryonalschädel verschiedener plazentaler Säuger beschrieben worden (GAUPP 1908, VOIT 1909, MATTHES 1921, FRICK und HECKMANN 1955).

Ein drittes wesentliches Merkmal, das den Säuger Schädel auszeichnet, besteht in der

Ausbildung eines sekundären Gaumens. Wir haben diese Entwicklung, die zur Trennung von Mund- und Nasenhöhle führt und gleichzeitige Atmung und Nahrungsaufnahme möglich macht, schon bei den evoluierten Therapsiden verfolgen können. Der bei den Pelycosauriern und primitiven Therapsiden (Abb. 17 a, b) vom Prämaxillare gebildete primäre Gaumen wird bei den höher entwickelten Therapsiden durch einen sekundären Gaumen ergänzt, der von den Gaumenplatten des Maxillare und Palatinum aufgebaut wird (Abb. 17c). Bei den Säugern (Abb. 17d) ist die primäre Mundhöhle vollständig in Nasenhöhle und (sekundäre) Mundhöhle unterteilt.

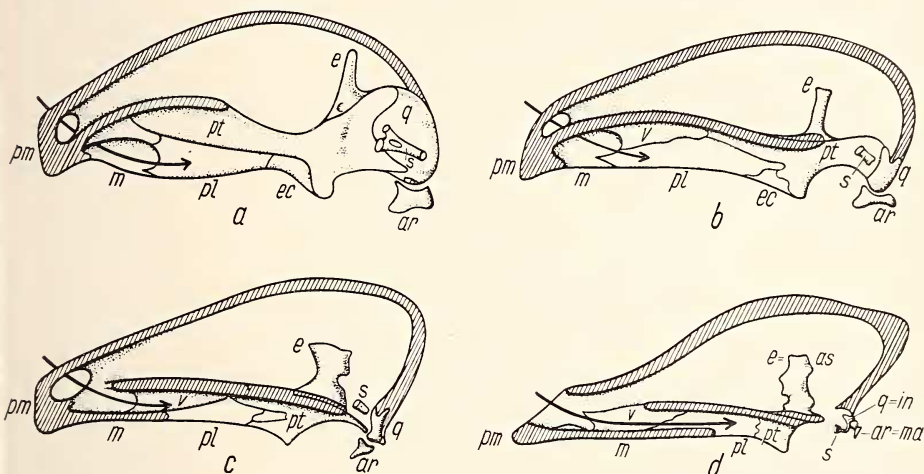


Abb. 17. Stammesgeschichtliche Entwicklung des sekundären Gaumens bei säugerähnlichen Reptilien und beim Säuger (nach ROMER). a. Pelycosaurier, b. primitiver Vertreter der Therapsida, c. evoluiertes säugerähnliches Reptil, d. Säuger. Abkürzungen s. Abb. 3

Mit der Entwicklung des sekundären Kiefergelenkes, der Einbeziehung von Articulare und Quadratum in die Gehörknöchelchenkette des Mittelohres, der Vergrößerung des Hirnschädels (u. a. durch Einbeziehung des Cavum epiptericum) und der Ausbildung eines sekundären Gaumens haben wir die wichtigsten Gestaltungsvorgänge kennengelernt, die zu den charakteristischen Unterschieden zwischen Reptil- und Säugerschädel führen. Aus dem Katalog weiterer, für die Säuger mehr oder minder typischer Kennzeichen des Schädels seien noch genannt: die bereits erwähnte Ausbildung eines paarigen Condylus occipitalis, dessen Zweiteilung schon bei den Therapsiden nachweisbar ist; die relative Größenabnahme der Hypophysengrube; die Vertiefung der Fossa subarcuata des Felsenbeins, die den Paraflocculus aufnimmt; die Rückbildung des Parasphenoids, das in rudimentärer Form bei *Didelphys*, *Galeopithecus* und *Camelus* nachgewiesen werden konnte; die Reduktion des ursprünglichen Schläfendaches zu einem schmalen, von Squamosum und Jugale gebildeten Jochbogen.

Von den genannten Merkmalen ist das sekundäre Kiefergelenk das kennzeichnendste Kriterium des Säugerschädels. Es ist — wenn wir uns den Gedankengängen von SIMPSON anschließen — geradezu das Schlüsselmerkmal der Mammalia. Da ein Squamoso-Dentalgelenk in mehreren Entwicklungslinien der therapsiden Reptilien entstanden ist, bezeichnet der Begriff „Mammalia“ streng genommen keine phylogenetische Einheit. Er faßt vielmehr alle Formen zusammen, die eine bestimmte Entwicklungsstufe, nämlich die Ausbildung eines sekundären Kiefergelenkes, erreicht haben. Dennoch ist nach den Prinzipien einer phylogenetisch fundierten Taxonomie die Aufstellung der Klasse Mammalia voll berechtigt, da diese Klasse als Ganzes aus einer niederen systematischen Kategorie, aus der Ordnung der Therapsida, hervorgegangen ist.

Vergleichen wir unsere Übersicht mit einer Zusammenfassung, die GAUPP (1910) unter dem Titel „Die Verwandtschaftsbeziehungen der Säuger, vom Standpunkte der Schädelmorphologie aus erörtert“ vor einem halben Jahrhundert gegeben hat, so wird deutlich, welche großen Fortschritte die paläontologische Forschung in den letzten Jahrzehnten erzielen konnte. In mancherlei Detailfragen der Abstammung der Säugetiere sind unsere Kenntnisse allerdings noch ebenso bruchstückhaft wie viele der fossilen Belege. Es steht zu hoffen, daß manche der noch offenen Fragen durch neue Funde einer baldigen Klärung zugeführt werden können. Für die Auswertung dieser Fundstücke gilt jedoch auch heute noch die Feststellung, mit der GAUPP (1910) sein Referat geschlossen hat: „Die endliche Lösung phylogenetischer Fragen bleibt der Palaeontologie überlassen, aber einer Palaeontologie, die sich nicht mit souveräner Nichtachtung über alles hinwegsetzt, was Biologie oder Neontologie, Morphologie der rezenten Formen heißt, sondern die Arbeit auch dieser Forschungsrichtung anerkennt und sich dienstbar macht. Nur aus dem Zusammenwirken von Neontologie und Palaeontologie wird ein gesichertes Ergebnis zu erwarten sein.“

Literatur

- BOCK, W. (1960): Secondary articulation of the avian mandible; *The Auk* 77, 19–55. — BOURLIERE, F. (1954): Das große Buch der Tiere; dtsh. Bearb. E. MOHR, Stuttgart. — BRINK, A. S. (1956): Speculations on some advanced mammalian characteristics in the higher mammal-like reptiles; *Palaeontol. africana* 4, 77–96. — BROOM, R. (1930): On the structure of the mammal-like reptiles of the sub-order Gorgonopsia; *Phil. Trans. Roy. Soc. London* 218, 345–371. — BROOM, R. (1932): The mammal-like reptiles of South Africa and the origine of mammals; London. — COPE, E. D. (1883): Note on the trituberculate type of superior molar and the origin of the quadrituberculate; *Amer. Naturalist* 17, 407–408. — COPE, E. D. (1884): The relations between the theromorphous reptiles and the monotreme mammalia; *Proc. Amer. Ass. Advanc. Sc.* 33, 471–482. — CROMPTON, A. W. (1958): The cranial morphology of a new genus and species of icterosaurian; *Proc. zool. Soc. London* 130, 183–216. — FRICK, H., und HECKMANN, U. (1955): Ein Beitrag zur Morphogenese des Kaninchenschädels; *Acta anat. (Base)* 24, 268–314. — FÜRBRINGER, M. (1904): Zur Frage der Abstammung der Säugetiere; *Denkschr. Med. Naturwiss. Ges. Jena* 11, 571–604 und *Erg. H.* 605–681. — GAUPP, E. (1905): Neue Deutungen auf dem Gebiete der Lehre vom Säugetierschädel; *Anat. Anz.* 27, 273–310. — GAUPP, E. (1908): Zur Entwicklungsgeschichte und vergleichenden Morphologie des Schädels von *Echidna aculeata* var. *typica*; *Jen. Denkschr.* 6, T. 2 (Semon, *Zool. Forschungsr.* Bd. 2). — GAUPP, E. (1910): Die Verwandtschaftsbeziehungen der Säuger, vom Standpunkt der Schädelmorphologie aus erörtert; *Verh. 8. Internat. Zool. Kongreß Graz 1910*, 215–240. — GAUPP, E. (1912): Die Reichertsche Theorie. (Hammer-Amboß- und Kieferfrage); *Arch. Anat. Entwickl.-Gesch. Suppl.* — GREGORY, W. K. (1934): A half century of trituberculy. The COPE-OSBORN theory of dental evolution. With a revised summary of the molar evolution from fish to man; *Proc. Amer. Phil. Soc.* 73, 169–317. — GREGORY, W. K. (1951): Evolution emerging; New York. — GUYÉNOT, E. (1954): L'anatomie comparée des vertébrés et l'évolution; *Bull. Soc. zool. France* 78, 291–304. — HENCKEL, K. O. (1928): Das Primordialkranium von *Tupaia* und der Ursprung der Primaten; *Z. Anat.* 86, 204–227. — JARVIK, E. (1960): Théories de l'évolution des vertébrés; Paris. — KERMACK, K. A. (1955): Reconstructing one of our earliest ancestors: a triconodont; *Illust. London News* 227, 1065. — KERMACK, K. A., and MUSSETT, F. (1958): The jaw articulation of the Docodonta and the classification of Mesozoic Mammals. *Proc. Roy. Soc. London B* 149, 204–215. — KÜHNE, W. G. (1949): On a triconodont tooth of a new pattern from a fissure-filling in South Glamorgan; *Proc. Zool. Soc. London* 119, 345–350. — KÜHNE, W. G. (1956): The Liassic therapsid *Oligokyphus*; *British Museum (Nat. Hist.) London.* — KÜHNE, W. G. (1958): Rhaetische Triconodonten aus Glamorgan, ihre Stellung zwischen den Klassen Reptilia und Mammalia und ihre Bedeutung für die Reichert'sche Theorie; *Paläont. Z.* 32, 197–235. — LUBOSCH, W. (1916): Die Kaumuskeln der Knochenfische, Ligamentum maxillo-mandibulare, Wesen der Streptognathie und Genese des Squamosodontalgelenkes; *Jen. Z. Naturwiss.* 54, N. F. 47, 1–56. — LUBOSCH, W. (1923): Der Kieferapparat der Scariden und die Frage der Streptognathie; *Verh. Anat. Ges. Heidelberg*, 10–38. — LUBOSCH, W. (1929): Über den streptognathen Schädel von *Caprimulgus*, nebst Bemerkungen über seine Bedeutung für die Reichert'sche Theorie; *Morphol. Jb.* 63, 96–151. — MATTHES, E. (1921): Das Primordialkranium von *Halicore dugong*; *Z. Anat.* 60, 1–306. — OSBORN, H. F. (1908): Evolution of

mammalian teeth, to and from the triangular type; New York. — OWEN, R. (1844, 1845): Description of certain fossil crania discovered by A. G. BAIN, Esq., in sandstone rocks at the Southeastern extremity of Africa, referable to different species of an extinct genus of Reptilia (*Dicynodon*), and indicative of a new tribe or sub-order of Sauria; Proc. Geol. Soc. London 4, 500–504. Quart. J. Geol. Soc. London 1, 318–322. — PARRINGTON, F. R. (1941): On two mammalian teeth from the lower Rhaetic of Somerset; Ann. Mag. Nat. Hist., ser. 2, 8, 140–144. — PATTERSON, B. (1956): Early Cretaceous mammals and the evolution of mammalian molar teeth; Fieldiana, Geol. 13, 1–105. — PIVETEAU, J. (1961): Traité de paléontologie, t. VI, 1: Mammifères. Origine reptilienne, Evolution; Paris. — REED, Ch. A. (1960): Polyphyletic or monophyletic ancestry of mammals, or: what is a class? Evolution 14, 314–322. — REICHERT, C. (1837): Über die Visceralbogen der Wirbeltiere im Allgemeinen und deren Metamorphosen bei den Vögeln und Säugetieren; Arch. Anat. Physiol. u. wiss. Med. 120–222. — ROMER, A. S. (1959): Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere; dtsh. Bearb. H. FRICK; Hamburg. — ROMER A. S. (1959): The vertebrate story; Chicago. — ROMER, A. S. (1961): Synapsid evolution and dentition; Internat. Coll. on the evolution of lower and non specialized mammals, Brüssel, 9–56. — SIMPSON, G. G. (1936): Studies of the earliest mammalian dentitions; Dental Cosmos 78, 791–800 und 940–953. — SIMPSON, G. G. (1959): Mesozoic mammals and the polyphyletic origin of mammals; Evolution 13, 405–414. — SIMPSON, G. G. (1960): Diagnosis of the classes Reptilia and Mammalia; Evolution 14, 388–393. — SIMPSON, G. G. (1961): Evolution of mesozoic mammals; Internat. Coll. on the evolution of lower and non specialized mammals, Brüssel, 57–95. — STARCK, D. (1959): Ontogenie und Entwicklungsphysiologie der Säugetiere; Hdb. d. Zool. Bd. 8, Teil 9, 1–276. — STARCK, D. (1960): Über ein Anlagerungsgelenk zwischen Unterkiefer und Schädelbasis bei den Mausvögeln (Coliidae); Zool. Anz. 164, 1–11. — STARCK, D. (1964): Die Neencephalisation. Die Evolution zum Menschenhirn; in HEBERER, G.: Ein Jahrhundert menschlicher Abstammungslehre; Stuttgart. — THENIUS, E. und HOFER, H. (1960): Stammesgeschichte der Säugetiere; Berlin—Heidelberg. — TÖRÖK, A. v. (1899): Über die Stellung der Längsachsen der Gelenkköpfe beim menschlichen Unterkiefer; Z. Morphol. Anthropol. 1, 379–450. — VALEN, L. VAN (1960): Therapsids as Mammals; Evolution 14, 304–313. — VERSLUYS, J. (1936): Kraniaum und Visceralskelett der Sauropsiden. I. Reptilien; in BOLK, GÖPPERT, KALLIUS, LUBOSCH, Hdb. vergl. Anat. d. Wirbeltiere Bd. 4, 699–808. — VOIT, M. (1909): Das Primordialcranium des Kaninchens unter Berücksichtigung der Deckknochen. Ein Beitrag zur Morphologie des Säugetierschädels; Anat. Hefte 38, 425–616. — VOIT, M. (1923): Über einige Befunde in der Gegend des Gelenkteiles des primordialen Unterkiefers der Wirbeltiere; Verh. Anat. Ges. Heidelberg 1923, 68–77. — WATSON, D. M. S. (1919): On *Seymouria*, the most primitive known reptile; Proc. zool. Soc. London, 267–301. — WATSON, D. M. S. (1954): On *Bolosaurus* and the origin and classification of reptiles; Bull. Mus. Comp. Zool. 111, 299–450.

Zusammenfassung

Verfasser beschreiben den Gestaltwandel des Schädels bei der Entwicklung von säugerähnlichen Reptilien zu Säugetieren. Sie stimmen mit Simpson überein, daß die Klasse Mammalia nur durch eine konventionelle Übereinkunft abgegrenzt werden kann und das sekundäre Kiefergelenk ein geeignetes Schlüsselmerkmal darstellt. Die Entwicklung des Squamoso-Dentalgelenks wird deshalb in den Mittelpunkt der Betrachtungen gestellt.

Summary

The authors describe the development of skull-form in the evolution from mammal-like reptiles to mammals. They agree with Simpson, that the class Mammalia should be defined only by general convention and that the secondary jaw-joint is an adequate criterium for distinction; therefore, the discussion emphasizes the evolution and development of the squamoso-dental-joint.

Anschrift der Verfasser: Prof. Dr. H. FRICK, Prof. Dr. D. STARCK, 6 Frankfurt, Dr. Senckenbergisches Anatomisches Institut, Ludwig-Rehn-Straße 14